

Elektrophysiologische Untersuchungen am alterierten Nerven:

I. Mitteilung.

Die überlegene Erregungswirkung der aufsteigenden konstanten und Induktions-Ströme infolge Zunahme der anodischen Öffnungserregbarkeit und kathodischen Depression während der Erstickung.

Von

Walter Thörner.

(Aus dem physiologischen Institut Bonn.)

Mit 2 Textabbildungen.

(Eingegangen am 29. Juli 1922.)

Schon mehrfach bei Gelegenheit früherer Versuche am Froschnerven, welcher in einer Atmosphäre von reinem Stickstoff allmählich seine Erregbarkeit verlor, war mir aufgefallen, daß in einem bestimmten Stadium der Erstickung bei der Erregbarkeitsprüfung mit Induktionsreizen der Schließungsschlag besser wirksam wurde als der Öffnungsschlag, d. h. daß unter diesen Umständen die Schließung schon bei einem größeren Rollenabstand des Schlitteninduktors eine Schwellenerregung am Muskel hervorrief als die Öffnung, die vorher viel wirksamer gewesen war. Auch von anderen Autoren sind ähnliche Beobachtungen angegeben, ohne daß bislang eine eindeutige Erklärung vorliegt. Die Erscheinung tritt zu häufig auf, als daß man über sie hinweggehen könnte. Ihre Aufhellung erscheint nicht nur in methodischer Hinsicht wichtig, zur Vermeidung aus ihr etwa erwachsender Versuchsfehler, sondern auch, wie diese Arbeit erweisen wird, für die theoretische Betrachtung bedeutungsvoll. Man könnte versucht sein, darin einfach eine Bestätigung der alten *Grütznerschen*¹⁾ Regel zu sehen, nach welcher für die Anspruchsfähigkeit auf einen Reiz die Geschwindigkeit der Zellreaktion und die Steilheit des Anstiegs der Reizintensität parallel gehen, und sagen, daß wegen der trägeren Reaktionen im erstickten Nerven der langsamer ansteigende Schließungsinduktionsschlag der passendere Reiz wäre gegenüber dem steileren Öffnungsschlag. So einfach liegen aber offenbar die Dinge nicht.

¹⁾ *Grützner*, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **41**, 256. 1887; *Schott*, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **48**, 354. 1891; *Biedermann*, Elektrophysiologie S. 267, Jena 1895.

In mehreren Versuchsreihen haben wir es unternommen, die Bedingungen für das Auftreten obiger Erscheinungen festzustellen. Dabei hat sich gezeigt, daß neben rein physikalischen Faktoren, die im Bau der Induktionsapparate begründet liegen, und neben vielleicht auch einem gewissen Einfluß der Nerveigenströme vor allem die *Richtung der Reizströme* und das *am erstickten Nerven veränderte elektrotische Verhalten* die maßgebende Rolle spielen in Wechselwirkung mit dem durch die Sauerstoffentziehung bedingten Erstickungsdekrement der Erregbarkeit und Erregungsleitung. Es haben sich die mit dem Induktionsstrom gemachten Beobachtungen auf die einfacheren Verhältnisse des konstanten Stromes zurückführen lassen und die vorliegenden Untersuchungen bilden eine starke Stütze der Anschauung, daß auch bei den sehr kurzen Induktionsstromstößen von einer gewissen Intensität an und beim erstickten Nerven schon früher neben die kathodisch erregende Wirkung des Entstehens im Sinne einer Schließung noch die *anodische erregende des Vergehens des Induktionsstroms als Öffnungserregung* tritt und daß die letzte am alterierten Nerven besonders leicht sich einstellt und sogar überwiegen kann.

Im folgenden sei eine kurze Übersicht über die Versuchsmethodik gegeben, zu der in der Darstellung der einzelnen Versuchsreihen nur noch geringe Ergänzungen nötig sein werden. Als Material dienten die üblichen Nervenmuskelpräparate von *Rana temporaria* und *esculenta*, meist wurde nur der *Musculus gastrocnemius* in Verbindung mit dem Nerven gelassen. Da die Versuche sich über längere Zeit hinzogen, kamen Tiere aller Jahreszeiten zur Verwendung und schwankten die Zimmertemperaturen in weiten Grenzen, was beides ohne wesentlichen Einfluß auf die Resultate war. In den Erstickungsversuchen wurde der Nervus ischiadicus durch eine Glaskammer von 3,5 cm Durchmesser (in einigen Fällen nur 2 cm) hindurchgezogen und diese an den kurzen Durchtrittstuben mit kleinen Bäuschchen nasser Watte abgedichtet, so daß eine gut 3 cm lange Nervenstrecke dem Einfluß der Sauerstoffentziehung unterlag. Die Kammer wurde von Stickstoff durchströmt, der aus einer Bombe in einen Glasgasometer überführt war und von diesem durch mehrere Sauerstoff absorbierende Vorlagen¹⁾ perlend zuströmte, wobei das abgekochte Druckwasser des Gasometers durch eine Schicht von Paraffinum liquidum gegen die Luft geschützt war. Die erstickende Nervenstrecke wurde von Platin- oder unpolarisierbaren Elektroden (VV der schemat. Abb.) berührt zum Zweck der Reizung mit Induktionsschlägen oder konstanten Strömen, welche letztere abgestuft durch einen Cöhnschen Gefälldraht im Nebenschluß, dessen Zahlenwerte mit zunehmender Stromstärke ansteigen, und einem Stöpselrheostaten von zwei Akkumulatoren bezogen wurden. Gereizt wurde im allgemeinen durch Schließen und Öffnen eines Quecksilber-Handschlüssels, nur in Versuchen mit graphischer Registrierung durch den Gartenschen Kontaktapparat. Zur Erzeugung der Induktionsströme diente ein in Kroneckerschen Einheiten geaichtes Schlitteninduktorium, in dessen primärem Kreis sich ein Akkumulator und ein Widerstand befanden und eine Helmholtzsche Nebenschließung beliebig einschalten ließ. Die Stärke des primären Stromes wurde so gewählt, daß im Beginn der Versuche die Schwelle für Öffnungs-

¹⁾ 1 Liter Seignettesalz (30 Proz.) + 200 cem Ferrosulfat (40 Proz.) + 200 cem Kalilauge (60 Proz.). Vgl. Thörner, Zeitschr. f. allg. Physiol. 8, 536. 1908 u. v. Baeyer ebenda 2, 169. 1903.

induktionsschläge bei etwa 20–25 Einheiten lag. Durch ein zentral außerhalb der Kammer angebrachtes Elektrodenpaar konnte das Leitvermögen geprüft, d. h. festgestellt werden, wann hier gesetzte Erregungen von der erstickenden Nervenstrecke nicht mehr durchgelassen wurden.

In späteren Versuchsreihen kam es darauf an, die Ruhestrome des Nerven zur Prüfung ihrer Richtung oder zwecks Bestimmung der Latenzzeiten die Aktionsströme des Muskels abzuleiten und zur graphischen Aufzeichnung zu bringen. In diesen Fällen geschah die Ableitung durch unpolarisierbare Elektroden, deren Stromfreiheit kontrolliert wurde, zum großen Saitengalvanometer von *Einhoven* (Ausführung des Edelmannschen Institutes), dessen Saitenschwankung (meist mittlere Fadenspannung) entweder subjektiv beobachtet oder mit Hilfe der Gartenschen Registriervorrichtung auf Papierfilm photographiert wurde. In den Protokollen ist die Richtung der Demarkationsströme durch Pfeile, ihre Stärke durch Fähnchen daran oder Skalenteile der Fadenablenkung bezeichnet.

In allen Versuchen war die *Richtung der Reizströme* genau bestimmt und es beziehen sich in den beigegebenen Protokollen die Zeichen \uparrow (*aufsteigend*) und \downarrow (*absteigend*) beim *konstanten Strom auf die Schließung* d. h. auf die Richtung des geschlossenen Stromes. *Beim Induktionsstrom* bedeuten sie die Richtung, die dieser bei *Öffnung* des primären Stroms hat, also *die Richtung des Öffnungsinduktionsstromes*. Dagegen ist die Richtung des Schließungsinduktionsstromes, der bei Schließung desselben primären Stromes entsteht, nicht durch ein besonderes Richtungszeichen gekennzeichnet. Er ist dem zugehörigen Öffnungsinduktionsstrom entgegengesetzt gerichtet zu denken. Demgemäß enthält in den *Protokollen* der Versuche, in denen auch mit dem Schließungsinduktionsschlage gereizt wurde, *der* \downarrow *Fall* die Reizschwellenangabe des \downarrow Öffnungsinduktionsstromes (Reihe hinter Buchstabe Ö) und darüberstehend die des zugehörigen \uparrow Schließungsinduktionsstromes (hinter Buchstabe S) und *der* \uparrow *Fall* die Schwellenangabe des \uparrow Öffnungsinduktionsstromes und darüber die des zugehörigen \downarrow Schließungsinduktionsschlages. In den Protokollen der späteren Versuche finden sich nur die Angaben für den allein als Reiz angewandten Öffnungsinduktionsstrom. Zur *Abkürzung* bezeichnet im folgenden *I. Ö.* = *Induktionsöffnungsschlag* den als Reiz dienenden Induktionsstrom, der bei Öffnung des primären Stromes in der sekundären, den Nerven enthaltenden Leitung entsteht, und *I. S.* = *Induktionsschließungsschlag* den bei der Schließung des primären Stromes induzierten Reizstrom.

Die Versuche.

a) Allgemeiner Verlauf.

Läßt man den Nerven eines frisch hergestellten Präparates in der beschriebenen Anordnung ersticken und prüft man von Zeit zu Zeit die Intensitäten der Induktionsströme, die nötig sind, um in der beeinflussten Strecke noch eine Erregung auszulösen und eine Muskelzuckung zu erhalten, so findet man in vielen Fällen nichts auffallendes. Die

Erregbarkeit nimmt in bestimmter Progression ab, man muß immer mehr Reizeinheiten anwenden, um noch eine Schwellenwirkung zu erzielen; dabei ist der Öffnungsschlag viel wirksamer als der Schließungsschlag und wird es um so mehr, je weiter die Erstickung fortschreitet. Es wird bald ein Stadium erreicht, in dem für den I. Ö. z. B. 3000 Einheiten benötigt werden, während für den I. S. 16000 Einheiten und damit die Leistungsfähigkeit des Induktoriums noch nicht ausreichen. In solchen Fällen scheint nichts auf ein leichteres Ansprechen des erstickten Nerven auf weniger steile Reize hinzudeuten, im Gegenteil.

In anderen Versuchen aber finden wir das umgekehrte Verhalten. Hier nehmen natürlich auch die benötigten Reizeinheiten mit fortschreitender Erstickung zu, aber für den I. Ö. schneller als für den I. S., sodaß ein Zeitpunkt erreicht wird, an dem die *Schließungen weniger Einheiten erfordern als die Öffnungen*. Dabei überwiegt die Wirksamkeit der I. S. um etwa 1000—3000 Einheiten. Sollte hier tatsächlich der I. S. größere Wirkung entfalten, weil sein langsames Anschwellen den passenderen Reiz für die vielleicht träger gewordenen Lebensprozesse des tieferstickten Nerven darstellt? Nein! Dagegen sprechen schon die soeben erwähnten Versuche mit dem starken Übergewicht der Öffnungen und weiter läßt sich leicht erweisen, daß die Lage der Elektroden, d. h. die Richtung, in der der Reizstrom den Nerven durchfließt, der ausschlaggebende Faktor ist.

Es ergibt sich, daß der erste Fall mit dem immer stärkeren Überwiegen des I. Ö. stets eintritt, wenn die Richtung desselben im Nerven \uparrow ist; der in diesem Falle \downarrow I. S. ist von besonders geringer Wirksamkeit. Andererseits kommt es zu einer Überlegenheit des I. S. in allen den Fällen, in denen der I. Ö. \downarrow und demnach der zugehörige I. S. \uparrow fließt. Als guter Beleg für das Gesagte möge das nebenstehende *Protokoll 2 vom 14. II. 1920* gelten, als Beispiel sehr zahlreicher weiterer Versuche, die mit allerhand Variationen alle prinzipiell das gleiche Verhalten zeigten.

In allen *Versuchsprotokollen* bedeutet \uparrow und \downarrow bei Induktionsströmen die Richtung für den Öffnungsinduktionsstrom, dementsprechend ist der zugehörige Schließungsinduktionsstrom entgegengesetzt fließend zu denken.

Aus dem *Protokoll 2* ist zu ersehen, wie im ersten Teil der Erstickung, etwa bis zu der Zeit, wo eben die Leitfähigkeit geschwunden ist, das typische Dekrement auch in der Erregbarkeitsprüfung zum Ausdruck kommt, in dem die \uparrow Reizströme mehr Einheiten benötigen, da ihr Erregungsausgangspunkt, die Kathode, eine längere erstickte Nervenstrecke zwischen sich und dem Muskel hat; der I. S. ist dabei seiner Natur nach weniger wirksam und im \uparrow Fall braucht sogar der \downarrow I. Ö. etwas weniger Einheiten als der \downarrow I. S., was sehr gegen die Anwendung der *Grütznerschen* Regel spricht.

Protokoll 2. 14. II. 1920.

Anordnung: $\overset{L}{||} - (-\overset{a}{v} - -\overset{b}{v} -) - O; ()$ Erstickungskammer. — — — O Nerv-
 muskelpreparat. V a—b unpolaris Elektroden i. d. Kammer. || L Platinelektroden
 für Leitfähigkeitsprüfung zentral vor der Kammer. Reiz: Öffnungs- und Schlie-
 ßungsinduktionsschläge. ↓ Fall=I. Ö. ↓ (untere Zahl hinter Ö) und I. S. ↑ (obere
 Zahl hinter S); ↑ Fall=I. Ö. ↑ (untere Zahl) und I. S. ↓ (obere Zahl).

Zeit	S = Schließung Ö = Öffnung	Induktionsreizung mit a—b i. d. Kammer in Einheiten nach Kronecker.		L Reiz zentral vor der Kammer	
		↓	↑		
10 ^h 10'	S	65	60	40	← Stickstoff
	Ö	20	30	35	
10 ^h 30'	S	65	55	48	
	Ö	30	30	40	11 ^h 04' L ge- schwunden
10 ^h 45'	S	70	60	50	
	Ö	30	30	46	
11 ^h 08'	S	400	180	—	
	Ö	70	150	—	
11 ^h 23'	S	500!	800	—	
	Ö	600	300	—	
11 ^h 35'	S	600!	1300	—	
	Ö	800	500	—	
11 ^h 50'	S	1750!	3000	—	
	Ö	2500	2000	—	← Luft
12 ^h 10'	S	3000!	>16 000	—	
	Ö	3900	3300	—	
12 ^h 30'	S	5500!	>16 000	—	
	Ö	7000	4000	—	
12 ^h 45'	S	1750	2000	—	
	Ö	1000	900	—	
12 ^h 55'	S	800	450	—	
	Ö	300	400	—	
1 ^h 05'	S	550	240	—	
	Ö	150	320	—	L kehrt zu- rück nur in einzelnen Fa- sern
1 ^h 15'	S	480	140	—	
	Ö	60	240	—	
1 ^h 25'	S	350	80	+	
	Ö	40	200	+	
1 ^h 45'	S	300	260	+	
	Ö	40	155		

Mit weiterer Erstickung macht sich jedoch ein Umschwung geltend.
 Jetzt benötigt bemerkenswerterweise im ↓ Fall der ↑ I. S. weniger
 Einheiten als der ↓ I. Ö. und wird im ↑ Fall der ↑ I. Ö. dem ↓ I. S.
 gewaltig überlegen. Mit andern Worten: *trotz des erheblichen Erstickungs-*
dekrementes wirken die ↑ Induktionsströme viel besser als die ↓ und
zwar sowohl der ↑ I. S. wie der ↑ I. Ö. mit geringem Unterschied.
 — Nach Luftzufuhr tritt langsam Erholung ein und damit sehr bald

Rückkehr der ursprünglichen Verhältnisse in der Wirksamkeit der Induktionsströme. Im vorliegenden Versuch ist die Erholung wegen allzu tiefer Erstickung nicht ganz vollständig, sodaß das Leitvermögen nicht für alle Fasern wiederkehrt und Dekrement bestehen bleibt.

Also nicht der Schließungsschlag als solcher ist wirksamer geworden, sondern es *überwiegt der Erfolg der \uparrow Reizströme* in einem bestimmten Stadium der Erstickung. Sollen wir angesichts dieser Erscheinungen zurückgreifen auf eine alte Beobachtung *Helmholtz*s¹⁾ der auch am normalen Nerven einen stärkeren Erfolg der \uparrow Oszillationen sah gegenüber den \downarrow ? Sollen wir an eine Umkehr des Gesetzes der polaren Erregung denken, derart daß am erstickten Nerven die Erregung nicht von der Kathode ausginge bei der Schließung, sondern von der Anode? Könnten Ruheströme des Nerven in Betracht kommen, die infolge der Erstickung ihre Richtung ändern und die Reizströme beeinflussen würden? Sind es etwa Besonderheiten im Verhalten speziell der Induktionsströme, die das befremdende Resultat bewirken?

Die systematische Durchprüfung all dieser Fragen ließ es angebracht erscheinen, zunächst das angewandte Instrumentarium zu untersuchen. Stromschleifen in gewöhnlichem Sinne kamen sicher nicht ins Spiel, denn Kontrollversuche mit Ligatur und partieller Abtötung des Nerven zwischen Reiz- und Erfolgsort ergaben, daß erst bei 12 000—14 000 Einheiten, in vielen Fällen noch nicht bei 16 000 (übereinander geschobene Rollen) Muskelzuckungen erfolgten. Auch unipolare Reizwirkungen sahen wir erst bei stärkeren Strömen als für unsere Resultate in Betracht kamen. Ein gewisser Einfluß kommt dagegen dem *Bau des Schlitteninduktors* zu, je nach dem Charakter seiner Schließungsschläge. Hat man z. B. durch Einschaltung des *Helmholtz*schen Nebenschlusses eine gewisse Annäherung im Charakter des I. Ö. und I. S. erreicht, so tritt in der Erstickung das Überwiegen des I. S. für den \downarrow Fall umso kräftiger und seine Unterlegenheit für den \uparrow Fall (\downarrow und \uparrow für I. Ö.!) weniger stark hervor. In demselben Sinne, nur weniger markant, wirkt die Entfernung des Eisenkerns aus der primären Spule. Das alles aber ändert nichts an der Tatsache der Überlegenheit der \uparrow Reizströme beim erstickten Nerven.

5) Einfluß der Nerveigenströme.

*Grützner*²⁾ zeigte, daß die erregende Wirkung auf- resp. absteigender Reizströme an verschiedenen Stellen des Nerven verschieden ist nach Maßgabe der dort ableitbaren Demarkationsströme. Sind diese dem

¹⁾ *Helmholtz*, Verhandl. d. naturhistor. medicin. Verein Heidelberg **5**, 14, 1868—71.

²⁾ *Grützner*, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **28**, 166. 1882.

Reizstrom gleichgerichtet, so wird dessen Wirkung verstärkt, sind sie entgegengesetzt, abgeschwächt.

Sicherlich spielen bei der verschiedenen Erregbarkeit verschiedener Nervenpunkte außer diesen lokalen Potentialdifferenzen noch andere Faktoren eine Rolle, die in der verschiedenen *Ausbreitungsmöglichkeit der Reizströme im Gewebe*, also in ihrer *verschiedenen Dichte* begründet liegen. Denn man braucht nur an einer Nervenstelle, wo der \uparrow I.Ö. überwiegt an die Kathode desselben einen Tropfen zu hängen oder ein feuchtes Wattelöckchen anzulegen, so läßt seine Wirksamkeit nach und der \downarrow I.Ö. erhält u. U. das Übergewicht. Derartige lokale Zunahmen der feuchten Masse des Nerven gab es auch in unseren Versuchen an den Abdichtungsstellen des Nervendurchtritts durch die Kammerwand; sie können aber für unsere Resultate keine Bedeutung gewinnen, da diese Verhältnisse von vorneherein in Wirkung waren und sich im Laufe des Versuches in keiner Weise änderten.

Das Verhalten der Nerveneigenströme dagegen erforderte eine Prüfung, da anzunehmen war, daß mit der Erstickung die Kammerstrecke des Nerven eine starke Negativität erfahren würde, sodaß von hier aus nach außen gerichtete Demarkationsströme, also zentralwärts im \uparrow und muskelwärts im \downarrow Sinne, gefunden werden müßten, die unsere Reizströme beeinflussen könnten.

Es wurden daher zahlreiche Versuche angestellt, entsprechend dem *Protokoll 32, S. 179*, in denen drei unpolarisierbare Elektroden den Nerven berührten, eine mittlere b in der Kammer, je eine zentral, a, und peripher, c, außerhalb derselben. Mit Hilfe dieser Elektroden wurden die Demarkationsströme des Nerven zum Saitengalvanometer abgeleitet, andererseits nach Umlegen einer Wippe die Reizströme zugeführt. In Übereinstimmung mit den Ergebnissen *Grützners* u. a. zeigte sich, daß im zentralen Abschnitt des normalen Nerven zwischen a und b \downarrow Ruhestrome, im peripheren dagegen zwischen b und c \uparrow Ruhestrome fließen. Lassen wir jedoch den Nerven ersticken, so macht sich in allen Fällen sehr bald die zunehmende Negativität der mittleren alterierten Strecke bemerkbar in einer *Umkehr der Demarkationsströme*, die nun nach beiden Seiten von hier fortfließend, also zwischen a und b \uparrow , zwischen b und c \downarrow gerichtet sind. In tiefer Erstickung tritt aber gerade für die Reizelektroden a und b jenes zur Diskussion stehende Verhalten zu Tage, daß die \uparrow Reizströme besser wirksam sind. Es scheint demnach, daß man für diesen Fall die verstärkende Wirkung der Nerveneigenströme als erklärendes Moment heranziehen könnte. Bei Reizung mit b und c dagegen bleiben die \downarrow Reizströme die wirksameren, was angesichts des Erstickungsdekrementes und der Lage der Kathode an normaler Nervensubstanz keiner besonderen Erklärung bedarf, obwohl zudem auch hier die Demarkationsströme den wirksameren Reizströmen gleichgerichtet sind.

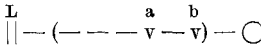
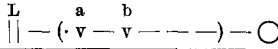
Es sind aber folgende Einwände zu erheben: In fast allen Versuchen war zu beobachten, daß schon im frühen Stadium der Erstickung eine kräftige Umkehr der Demarkationsströme erfolgte, ohne daß zu-

nächst jenes Überwiegen der \uparrow Reizströme am zentralen Abschnitt a—b bemerkbar wurde, und daß andererseits dieses erst viel später auftrat, zu einer Zeit, wo sich die Nervenströme kaum noch in ihrer Intensität änderten. Diese erheblichen Differenzen in zeitlichem Auftreten und Stärke der besprochenen Erscheinungen *sprechen gegen einen ausschlaggebenden Einfluß der Ruhestrome* auf den Gegenstand unserer Untersuchung, obwohl eine *gewisse unterstützende Wirkung* nicht ganz in Abrede gestellt werden soll.

Noch deutlicher zeigte sich das in Versuchen (*Protokoll 37*), in denen nur innerhalb der Kammer abgeleitet und gereizt wurde und zwar

Protokoll 37. 7. 12. 1920.

Erklärung wie bisher (vgl. Prot. 2). Reiz: Öffnungsinduktionsstrom \downarrow ab- und \uparrow aufsteigend. \downarrow 0,2=Richtung und Stärke des Demarkationsstromes in Skalenteilen. Anordnung:

a) 						b) 					
Zeit	L Reiz zentral v. d. Kammer	Reizung a—b i. d. Kammer distal		Demarkations- strom distal	Be- merkungen	Zeit	L Reiz zentral v. d. Kammer	Reizung a—b i. d. Kammer proximal		Demarkations- strom proximal	Be- merkungen
		↓	↑					↓	↑		
9 ^h 50'	60	180	110	↓ 0,2	← Luft langsam	12 ^h 20'	60	80	90	↓ 0,1	← Luft
10 ^h	60	170	110	↓ 0,15		12 ^h 27'	60	85	100	↓ 0,1	
10 ^h 10'	60	170	120	↓ 0,1		1 ^h 40'	60	90	110	↓ 0,1	
10 ^h 25'	60	80	65	↓ 0,3	← L. stark Stick- stoff	1 ^h 50'	65	60	75	0	← Stick- stoff
10 ^h 40'	55	80	70	↓ 0,5		2 ^h 05'	65	55	65	↑ 0,05	
10 ^h 59'	60	95	170	↓ 0,7		2 ^h 16'	65	100	125	↑ 0,1	
11 ^h 01'	—	110	220	↓ 0,8	← Luft	2 ^h 20'	—	440	300	↑ 0,2	← Luft
11 ^h 07'	—	130	400	↓ 0,9		2 ^h 24'	—	1700	1000	↑ 0,2	
11 ^h 17'	—	170	1000	↓ 0,8		2 ^h 26'	—	3200	1500	↑ 0,2	
11 ^h 30'	—	280	1100	↓ 0,9		2 ^h 30'	—	—	6000	↑ 0,2	
11 ^h 45'	—	480	1200	↓ 0,8		2 ^h 33'	—	—	7000	↑ 0,2	
11 ^h 47'	—	400	1200	↓ 0,5		2 ^h 35'	—	4000	2000	↓ 0,1	
11 ^h 50'	—	120	280	↓ 0,4		2 ^h 37'	—	500	500	↓ 0,2	
11 ^h 51'	+	100	200	↓ 0,3		2 ^h 40'	65	170	210	↓ 0,2	
11 ^h 53'	60	98	160	↓ 0,2		2 ^h 45'	60	120	130	↓ 0,2	
12 ^h 12'	60	90	75	↓ 0,2	2 ^h 50'	60	80	95	↓ 0,2		

nacheinander im ersten Teil des Versuches an der mehr zentralen intrakameralen Nervenstrecke a—b und (nach der Erholung) in einer neuen Erstickung an dem mehr peripher gelegenen Abschnitt c—d. In diesen Versuchen waren zwar auch die abgeleiteten Nervenströme in tiefer Erstickung mit den besser wirkenden Reizströmen gleichgerichtet, aber sie waren wesentlich schwächer als in der vorherbeschriebenen Versuchsreihe und trotzdem war das Überwiegen der \uparrow Reizströme

im Abschnitt a—b eher noch stärker als vorher und begann in früheren Erstickungsstadien und bei geringer Reizintensität. Auch traten die zeitlichen Differenzen noch mehr hervor. Und schließlich zeigten Versuche (*Protokoll 40*), in denen die Elektroden genau um die Mitte der Kammer gruppiert waren, a und b mit etwa 1 cm Abstand von einander, wohl ein kräftiges Überlegenwerden der \uparrow Reizströme mit zunehmender Erstickung, aber keinerlei Änderung der Demarkationsströme. *Es reichen demnach die Nerveeigenströme zur Erklärung nicht aus*, wir müssen uns nach anderen Möglichkeiten umsehen.

Protokoll 40. 10. XII. 1920.

a b
Anordnung: || — (— — v — v — —) — ○ Erklärung wie bisher (vgl. Prot. 2). Reiz: Induktionsöffnungsschlag.

Zeit	L: Leitfähigkeit zentral vor der Kammer gereizt		Reizung in der Kammer symmetrisch		Demarkat.- Strom symmetr.	
	↓	↑	↓	↑		
9 ^h 45'	30	10	50	50	↓ 0,7	← Luft
10 ^h	30	15	52	52	↓ 0,6	
10 ^h 10'	30	15	50	48	↓ 0,6	
10 ^h 20'	30	15	36	30	↓ 0,6	
10 ^h 30'	30	15	32	26	↓ 0,6	
11 ^h	30	15	38	32	↓ 0,7	
11 ^h 15'	30	15	60	45	↓ 0,6	
11 ^h 28'	—	—	1100	1000	↓ 0,7	
11 ^h 30'	—	—	1600	1200	↓ 0,8	
11 ^h 36'	—	—	2300	1600	↓ 0,7	
11 ^h 44'	—	—	3000	2000	↓ 0,7	← Luft
12 ^h	—	—	4000	2200	↓ 0,9	
12 ^h 13'	—	—	5000	2400	↓ 0,9	
12 ^h 30'	—	—	6000	2600	↓ 1	
12 ^h 35'	—	—	160	700	↓ 1,1	
12 ^h 40'	40	30	70	120	↓ 1,1	
12 ^h 55'	35	15	44	38	↓ 1,2	

c) *Versuche mit dem konstanten Strom.*

Da liegt es natürlich nahe, von den komplizierten Verhältnissen der Induktionsströme zurückzugreifen auf die einfacheren des konstanten galvanischen Stromes, bei dem der Verlauf übersichtlicher und die polare Erregung eingehendst untersucht ist. —

Der konstante Strom wurde von zwei kleinen Akkumulatoren durch einen Widerstand und einen Coehnschen Gefäßdraht im Nebenschluß abgestuft und zwar derart, daß die von 0—100 ansteigenden Einheiten der zunehmenden Stromstärke, die dem Nerven zugeführt wurde, entsprachen. \uparrow und \downarrow *beziehen sich auf die Richtung des geschlossenen Stromes*. Der Abstand der symmetrisch in der Kammer gelegenen unpolarisierbaren Elektroden betrug ca. 1 cm, je ca. 0,5 cm vom Kammerausgang entfernt. Auch außerhalb der Kammer, nahe dem zentralen Ende des Nerven, waren unpolarisierb. Prüfungselektroden angebracht. — Vor der Erstickung

wies der Nerv im Durchschnitt der (20 gleichartigen) Versuche folgende Erregbarkeitsverhältnisse auf, nach Maßgabe der für eine Schwellenerregung benötigten Stärken des konstanten Stromes:

In der Kammer bei der Schließung für $\uparrow 12,5$; für $\downarrow 11,0$;
 in der Kammer bei der Öffnung für $\uparrow 15,7$; für $\downarrow 16,3$;
 am zentralen Ende bei der Schließung für $\uparrow 15,8$; für $\downarrow 6,7$;
 am zentralen Ende bei der Öffnung für $\uparrow 6,6$; für $\downarrow 15,6$.

Während also am zentralen Ende die Überlegenheit der absteigenden Reizströme (Schließung $\downarrow 6,7$ und Öffnung — gleich Schließung des \downarrow Polarisationsstromes — $6,6$) im Sinne *Grützners* (Addition zu Demarkationsströmen) deutlich zutage tritt, und zwar unter völliger Verwischung des Unterschiedes zwischen Schließungs- und Öffnungswirkung, wenn man nicht gar ein geringes Überwiegen der letzten erkennen will (Querschnittswirkung, wovon noch zu reden), sehen wir an der mittleren Nervenstrecke nahezu gleiche Erregbarkeit für beide Stromrichtungen und die übliche Überlegenheit der Schließung.

In der Erstickung jedoch ändert sich das Bild in der Kammer in charakteristischer Weise, und zwar fast gleichzeitig mit dem Schwinden der Leitfähigkeit, d. h. wenn von außen keine Erregungen mehr die ganze Kammerstrecke zu passieren vermögen, oder auch schon ein wenig vorher. Es *erlischt* nämlich jetzt auffallend rasch, schneller als durch das Erstickungsdekrement allein erklärbar, der zuckungserregende *Erfolg der Schließung des \uparrow und der Öffnung des \downarrow Stromes*, beider fast gleichzeitig. Dabei kann man oft beobachten, daß die stärkeren Ströme schneller unwirksam werden als die schwächeren. Diese Erscheinungen würden darauf hindeuten, daß am erstickenden Nerven die *Blockierbarkeit durch den elektrischen Strom zunimmt*, daß die erregbarkeitsherabsetzende elektrotonische Wirkung intensiver wird oder sich weiter ausbreitet als am normalen Nerven, so daß jetzt auch relativ schwache Ströme zur Leitungsunterbrechung führen. Dabei mag es zunächst dahingestellt bleiben, ob eine Verstärkung des lähmenden Anelektrotonus, wie man geneigt ist anzunehmen, oder der depressiven Kathodenwirkung, durch die Erstickung herbeigeführt, zugrunde liegt, eine Frage, die in der folgenden Abhandlung¹⁾ ihre Beantwortung findet. Ein solches Verhalten würde, wie gezeigt werden wird, im Verein mit dem Erstickungsdekrement imstande sein, das schnelle Erlöschen der Wirkung der Schließung des \uparrow und Öffnung des \downarrow Stromes zu erklären. Es bleiben erfolgreich die Schließung des \downarrow und die Öffnung des \uparrow Stromes. Beider Wirkung nimmt aber mit fortschreitender Erstickung ab, und zwar die der ersten viel schneller als die der letzten. Daher wird bald ein Stadium erreicht, in welchem auch der *Erfolg der Schließung des \uparrow Stromes verschwunden* und *allein die Öffnung des \uparrow konstanten Stromes noch wirksam ist*.

¹⁾ Thörner a. a. O.

Umlegen einer Wippe dem Nerven durch dieselben unpolarisierbaren Elektroden zugeleitet werden konnten, aufgezeichnet sind. Aus ihnen ist zu ersehen, daß einige Zeit nach dem Beginn des Überwiegens der Öffnungswirkung des \uparrow konstanten Stromes (in vielen Versuchen nur wenige Minuten später) auch jene schon besprochene Überlegenheit der \uparrow Induktionsströme hervortritt und daß beide Erscheinungen nach Sauerstoffzufuhr zurückgehen und normalen Verhältnissen Platz machen, und zwar um so schneller und vollkommener, je weniger tief die Erstickung war. Dieses gleichartige Verhalten beim konstanten und Induktionsstrom legt den Schluß nahe, daß beide Erscheinungen auf denselben Grundbedingungen beruhen.

Protokoll 9. 5. III. 1920.

Anordnung: $\overset{L}{\parallel} - \overset{a}{(-v)} - \overset{b}{(-v)} - \bigcirc$. Erklärung wie im Protokoll 7.

Zeit	Schließ. = S. Öffnung = Ö.	Galvan. konst. Strom				Induktionsstrom				
		in der Kammer		zentral vor der Kammer		in der Kammer		zentral vor der Kammer		
		↓	↑	↓	↑	↓	↑	↓	↑	
10 ^h	S	11	14	2	4	75	70	50	40	← Stickstoff
	Ö	15	13	7	5	45	45	35	40	
10 ^h 10'	S	10	12			65	65	50	40	
	Ö	12	11			35	40	35	40	
10 ^h 30'	S	7	10	4	7	70	75	40	35	← Sauerstoff
	Ö	9	9	10	5	60	55	35	40	
11 ^h	S	12	18	6	9	80	75	40	30	
	Ö	19	16	8	5	60	50	35	40	
11 ^h 10'	S	18	23	6	10	120	220	40	35	
	Ö	45	18	9	7	70	70	35	40	
11 ^h 20'	S	29	—	—	—	1000	350	—	—	
	Ö	—	22	—	—	200	400	—	—	
11 ^h 25'	S	65	—	—	—	1000	700	—	—	
	Ö	—	35	—	—	750	500	—	—	
11 ^h 30'	S	> 100	—	—	—	1100	1300	—	—	
	Ö	—	40	—	—	1300	600	—	—	
11 ^h 40'	S	—	—	—	—	1200	2600	—	—	
	Ö	—	55	—	—	2000	900	—	—	
11 ^h 45'	S	40	—	—	—	900	280	—	—	
	Ö	—	25	—	—	120	460	—	—	
11 ^h 50'	S	30	—	—	—	800	200	—	—	
	Ö	—	23	—	—	80	420	—	—	
12 ^h	S	18	28	5	4	130	90	70	70	
	Ö	28	20	5	6	65	70	50	45	
12 ^h 10'	S	12	13	4	3	75	40	40	40	
	Ö	14	12	4	6	45	35	35	30	

Die Aufdeckung dieser Grundbedingungen ist Gegenstand einer besonderen Untersuchung gewesen, die sich mit dem Einfluß der Erstickung auf den physiologischen Elektrotonus beschäftigt hat und über

die in der folgenden Abhandlung berichtet ist¹⁾. Ihre wesentlichen Ergebnisse seien, da sie zur Klärung unseres Problems unentbehrlich sind, schon hier kurz mitgeteilt: Am erstickten Nerven genügen viel schwächere konstante Ströme ($1/10$ — $1/30$) zur Leitungsunterbrechung. Diese leichtere Blockierbarkeit beruht aber nicht auf einer Steigerung des hemmenden Anelektrotonus, sondern auf einer *starken Zunahme der depressiven Kathodenwirkung*. Mit zunehmender Erstickung geht die anfänglich deutliche Erregbarkeitssteigerung an der Kathode über den Nullpunkt in eine immer stärkere Erregbarkeitsherabsetzung über, für starke Ströme früher als für schwache, und kurze Zeit später *schlägt* umgekehrt die *Lähmungswirkung an der Anode in eine Erregbarkeits-erhöhung um*, und zwar für schwache Ströme früher als für starke. Wir finden demnach am erstickten Nerven etwa zur Zeit des Leitfähigkeitsverlustes, meist schon eher, genau das Umgekehrte wie am normalen: Unmittelbar nach Stromschluß *starke Erregbarkeitsherabsetzung an der Kathode* und — *Erhöhung an der Anode, die beide die Stromöffnung kurz überdauern*. Dieses Verhalten ist aber nicht von vornherein gleichzusetzen mit einer völligen Umkehr des Gesetzes der polaren Erregung, wie es *Mares*²⁾ sah und wie es auch uns unter bestimmten Bedingungen möglich erscheint³⁾. Es mag sehr wohl noch die *Erregungswelle bei Schließung von der Kathode ausgehen*, sie wird aber von der unmittelbar hinterher mit *viel größerer Geschwindigkeit sich ausbreitenden depressiven Kathodenwirkung eingeholt und geschwächt oder ausgelöscht*. — Und andererseits geht bei der Öffnung die Erregung aus von der *Anode* (als Schließungserregung des Polarisationsstromes), wo sie noch einen *Erregbarkeitszuwachs vorfindet, der sie fördert* (während die sich anschließende depressive Wirkung der Kathode des schwachen Polarisationsstromes wegen ihrer geringeren Ausprägung nicht ins Spiel kommt).

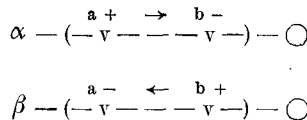


Abb. 1. Konst. Strom. α , β ↑; — — — ○ Nervmuskelpreparat, () Erstickungskammer, v v a u. b unpolarisierb. Elektroden als Anode oder Kathode.

Versuchen wir, ob sich diese Erfahrungen benutzen lassen, um in ausreichender Weise das oben beschriebene Verhalten des erstickten Nerven bei Reizung mit ↑ und ↓ konstanten Strömen verständlich zu machen, wobei uns das nebenstehende *Schema Abb. 1* behilflich sei: Die beiden Fälle, in denen die Erregung vom muskelabgekehrten Pole

¹⁾ Thörner, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., dieser Band, S. 187.

²⁾ Marés, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **150**, 425, 1913.

³⁾ Thörner, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., ebenda S. 198.

ausgeht, bieten der Deutung keine Schwierigkeiten, da wir das Erstickungsdekrement der langen Nervenstrecke in Rechnung setzen dürfen. Im \downarrow Fall α wird die von $a +$ ausgehende, mit Dekrement ablaufende Öffnungserregung bei $b -$ durch die nachwirkende depressive Kathodenwirkung bald völlig ausgelöscht, zumal bei stärkeren Reizströmen, und im \uparrow Fall β wird die Erregungswelle, die bei der Schließung von $a -$ aufgebrochen ist und *in der Dekrementstrecke verlangsamt*¹⁾ *abläuft*, von der unmittelbar folgenden *viel schneller sich ausbreitenden depressiven Kathodenwirkung*²⁾ *eingeholt und vernichtet*. Damit ist die in der Erstickung zuerst sich einstellende Erfolglosigkeit der Schließung des \uparrow und Öffnung des \downarrow Stromes erklärt.

Warum ist aber nun weiter in den beiden umgekehrten Fällen, in denen die Erregung vom muskelnahen Pole b ausgeht, derjenige der wirksamere, in welchem b Anode ist? Wie kommt es, daß die Öffnung des \uparrow Stromes, obwohl am Normalnerv weniger wirksam, jetzt eine viel geringere Stromintensität zur Muskelzuckung benötigt als die Schließung des \downarrow Stromes? Auch hier bieten unsere Beobachtungen über die Umkehr der Erregbarkeitsverhältnisse am erstickten Nerven die Erklärungsmöglichkeit: Im \downarrow Fall α wird die bei der Schließung von $b -$ ausgehende Erregung mit weiterer Ausbildung des Erstickungsdekrementes und der depressiven Kathodenwirkung schließlich auch (in immer mehr Fasern) von der letzten eingeholt und ausgelöscht, bevor sie den Kammerausgang erreicht hat. Im \uparrow Fall β dagegen geht im Momente der Öffnung die Erregung von $b +$ aus, einem Punkte, an dem noch vom Stromeschluß her eine *überdauernde gewisse Erregbarkeitserhöhung besteht*, die das *Erstickungsdekrement zum Teil kompensiert* und eine geringere nötige Erregungsreizstärke bedingt. Die Erregung erreicht mit mäßigem Dekrement das Kammerende, von wo sie in der normalen Nervenstrecke zur Maximalhöhe anschwellend (Alles- oder Nichtsgesetz) ungehindert zum Muskel eilt. Erst durch viel tiefere Erstickung werden Erregbarkeitsherabsetzung und Dekrement so groß, daß auch die von $b +$ ausgehende Erregung in der kurzen Strecke bis zum Kammerende erlischt (wobei sich vielleicht infolge der nun nötig gewordenen sehr starken Reizströme eine depressive Wirkung der Kathode des Polarisationsstromes geltend macht). So ist es also zu verstehen, daß von den 4 Reizmöglichkeiten mit dem *konstanten*

¹⁾ Verlangsamung der Erregungsleitung im narkotisierten und erstickten Nerven. Vgl. *Boruttau*, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **84**, 350. 1901; *Fröhlich*, Zeitschr. f. allgem. Physiol. **3**, 455. 1904.

²⁾ Ausbreitungsgeschwindigkeit des Elektrotonus: *Hermann*, Handb. **2**, Abt. 1, S. 161; *v. Baranowsky* u. *Garré*, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **21**, 446. 1880; *Grünhagen*, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **4**, 541. 1871; *Hermann* und *Weiss*, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **71**, 237. 1898; *Gildemeister* und *Weiss*, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **94**, 509. 1903.

Strom mit zunehmender Erstickung des Nerven Schließung des \uparrow und Öffnung des \downarrow zuerst versagen, dann die Schließung des \downarrow Stromes erfolglos wird, während allein die Öffnung des \uparrow noch länger ihre Wirksamkeit behauptet.

Für die gegebene Erklärung sprechen noch mehrere weitere Beobachtungen: Erstens die Tatsache, daß das Überwiegen und Überdauern der Wirkung der Öffnung des \uparrow Stromes über die der Schließung des \downarrow um so ausgeprägter ist, je weiter entfernt die Elektrode b vom Kammerende liegt (größerer Wirkungsbereich der nach Stromschluß von b—ausgehenden Depression und längere Dekrementstrecke). Zweitens der Umstand, daß in einem bestimmten Stadium der Erstickung die Schließung des \downarrow Stromes plötzlich für alle Reizintensitäten versagt, während man beim einfachen Erstickungsdekrement durch Reizverstärkung wieder Erfolg erhält (die depressive Kathodenwirkung ist eben um so stärker, je stärker der konstante Strom!). Dagegen hört die Wirkung der Öffnung des \uparrow Stromes in viel langsamerer Progression auf (da hier das Erstickungsdekrement der auslöschende Faktor ist). Und schließlich steht, wenn wir gefunden haben, daß während des Schlusses des Stromes am tief erstickten Nerven die Erregbarkeit an der Anode erhöht ist und es auch nach der Öffnung noch kurze Zeit bleibt, das so bedingte erhöhte Anspruchsvermögen für den Öffnungsreiz nicht ohne Analogie da. Wir haben wiederholt beobachtet, daß bei Reizung mit konstantem Strom nahe dem Nervenquerschnitt ein Ausgleich zwischen Schließungs- und Öffnungswirkung, ja oft genug eine Überlegenheit der letzten (s. o. S. 168) zustande kommt, wofür allein der Querschnittseinfluß verantwortlich zu machen ist. Schon vor vielen Jahren haben *Bilhartz und Nasse*¹⁾ nachgewiesen, daß sowohl am Querschnitt wie auch nach mechanischer oder chemischer „Mißhandlung“ eine Nervenstelle so verändert ist, daß sie im Elektrotonus eine Erhöhung der Erregbarkeit an der Anode zeigt.

d) Die Versuche mit Induktionsströmen.

Wenden wir uns nun zurück zu den Erscheinungen, die unter ähnlichen Bedingungen bei *Reizung mit Induktionsströmen* und fast gleichzeitig mit den zuletzt besprochenen auftreten. Sie bestehen, wie wir sahen, darin, daß auch bei ihnen mit zunehmender Erstickung immer mehr die \uparrow Ströme überwiegen über die \downarrow , und zwar der \uparrow I.-Ö. für den \uparrow Fall und der \uparrow I.-S. für den \downarrow Fall (\uparrow Fall und \downarrow Fall stets für Richtung des Öffnungsinduktionsstromes!). Bei genügend tiefer Erstickung sind beide schließlich allein noch wirksam. Vgl. *Protokoll* 2, 7, 9, 32, 37, 40, 65, 66, 68. Dieses Verhalten bleibt unverständlich, wenn wir, wie es für den normalen Nerven bei nicht zu starken Strömen

¹⁾ *Bilhartz und Nasse*, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1862, S. 66.

sicher gilt, auch für den erstickten annehmen, daß beim Öffnungs- wie Schließungsschlag die Erregung allein von der jeweiligen Kathode ausgeht, daß also nur das Entstehen jedes Induktionsstromes als erregender Reiz wirkt. Wenn wir uns dagegen erinnern, daß jeder Induktionsschlag letzten Endes einem kurzen konstanten Stromstoße gleichzusetzen ist, dessen Entstehen (= der Schließung des konstanten Stromes) an der Kathode, dessen Vergehen (= der Öffnung des konstanten Stromes) an der Anode erregend wirkt, so brauchen wir nur das im vorausgehenden Abschnitt c Gesagte anzuwenden, um auch die bei Induktionsreizung auftretenden Erscheinungen zu verstehen.

In der Literatur finden wir folgende wesentlichen Angaben, die für eine *doppelte Reizwirkung der Induktionsströme* sprechen und uns zu obiger Anschauung berechtigen.

Die alte *Matteuccische*¹⁾ Auffassung der *Öffnungserregung als einer Schließungserregung des Polarisationsstromes* im Nerven steht bisher unwiderlegt da²⁾ und erklärt am besten alle hierher gehörigen Beobachtungen. Es ist nachgewiesen³⁾, daß die inneren Polarisationsströme stark genug sind, einen anderen Nerven zu erregen, um so eher also wohl den eigenen. Dazu mag unter Umständen die *Mitwirkung von Nerveigenströmen* kommen, wenn eine der Elektroden an einer alterierten Stelle liegt⁴⁾, am Querschnitt oder, wie in unseren Versuchen, an erstickten Nerventeilen. Auch mag der geschlossene Strom selber an seinen Polen im Sinne einer Demarkation wirken. Alle diese Ströme gleichen sich im Nerven ab, d. h. werden geschlossen, wenn der polarisierende Strom unterbrochen wird, und summieren sich unter Umständen gegenseitig. Dabei mag der Ausgleich der Demarkationsströme für das leichtere Auftreten der Öffnungserregung eine Rolle spielen. Die Öffnungserregung ist um so besser auszulösen und um so kräftiger, je stärker und länger dauernd der geschlossene Strom war, entsprechend der stärkeren Polarisation. Es fragt sich, ob die sehr kurze Dauer eines Induktionsstromes genügt, um eine ausreichende Polarisation zu setzen. Das ist offenbar der Fall, wenn seine Intensität groß genug ist.

So ist es bekannt, daß starke Induktionsströme am Muskel gewisse Veränderungen im Sinne einer Erregung an der Anode hervorrufen⁵⁾. *Garten*⁶⁾ sah am Riechnerven des Hechtes, nachdem schon *Nicolai*⁷⁾ ähnliche Beobachtungen gemacht hatte, Erscheinungen, die auf das Ausgehen einer Erregung auch von der Anode bei *stärkeren* Induktionsschlägen hinwiesen. Beim ↑ Induktions-

¹⁾ *Matteucci*, Compt. rend. **65**, 151—156. 1867.

²⁾ *Tigerstedt*, Bihang till k. svenska vet. akad. handlingar **7**, Nr. 7. *Grützner*, Arch. f. d. ges. Physiol. **32**, 337—397, 1883; *Werigo*, Effekte der Nervenreizung. Berlin 1891, S. 202; *Hoorweg*, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **53**, 587. 1893. Auch die auf anderer Basis fußende *Nernstsche* Anschauung widerspricht der *Matteuccischen* Theorie nicht, sondern läßt sich vielleicht mit ihr vereinigen. *Nernst*, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **122**, 275—314. 1908.

³⁾ *Cremer*, Zeitschr. f. Biol. **50**, 355. 1908.

⁴⁾ *Hering*, Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. III. Abt. **85**, 1882; *Grützner*, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **28**, 130. 1882; *Biedermann*, Elektrophysiologie, Jena 1895.

⁵⁾ *Biedermann*, Elektrophysiologie, S. 621. Jena 1895.

⁶⁾ *Garten*, Beitr. z. Physiol. d. marklos. Nerven S. 33. Jena 1903.

⁷⁾ *Nicolai*, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **85**, 65. 1901.

strom war trotz weitem Elektrodenabstand die Latenzzeit nicht größer als für ↓, wie Mareš¹⁾ schon früher an Froschpräparaten festgestellt hatte, wohl aber erreichte die Aktionsstromkurve später ihren Gipfelpunkt, was für *Doppelreizung durch Entstehen und Vergehen des Induktionsstromes und für Summation* durch dieselbe sprechen mußte. Bei ↓ Induktionsreizung trat in Gartens Versuchen die erregende Anodenwirkung nicht in Erscheinung, wohl weil die Erregung an der depressiven Kathode scheiterte, deren besondere Ausgeprägtheit am marklosen Nerven hervorhebt. Am markhaltigen Froschnerven waren es vor allem zwei Beobachtungen Ficks²⁾, die kaum eine andere Deutung als durch Wirksamwerden anodischer Öffnungserregungen zulassen.

Fick beobachtete bei indirekter Reizung mit kurzen ↓ konstanten Stromstößen bestimmter Intensität, daß bereits bei einer Dauer derselben von 0,002 Sek. eine maximale Muskelzuckung erreicht wird, die bei weiterer Zunahme der Stromdauer lange konstant bleibt, dann aber oberhalb 0,004 Sek. plötzlich weiter zu einem neuen Maximum anwächst. Er erklärt wohl mit Recht diese *übermaximalen Zuckungen als bedingt durch Summation* der nun auch wirksam gewordenen anodischen Öffnungserregung zu der ursprünglichen kathodischen Schließungserregung. Das gleiche Verhalten fand er, wenn er bei konstanter Stromdauer die Intensität ansteigen ließ und vor allem, was uns interessiert, *auch bei Reizung mit ↓ Induktionsströmen* von allmählich gesteigerter Stärke. Bei ↑ Strömen war am normalen Nerven die Erscheinung nicht zu erreichen, wohl weil im Bereich der Anode die von der muskelfernen Kathode ausgehende Erregung schon erlischt bei einer Stromstärke, die zur anodischen Öffnungserregung ausreicht. Dagegen macht sich bei Reizung mit ↑ Stromstößen, *auch Induktionsströmen*, etwas Neues geltend, die „*Ficksche Lücke*“, ein Abnehmen und Aufhören der Muskelzuckungen bei einer gewissen Stromstärke und ein Wiedererscheinen und Anwachsen bei weiterer Steigerung der Stromintensität. Die „Lücke“ selber ist auf Blockade an der Anode zurückzuführen, das *Wiederauftreten von Zuckungen* wohl nur erklärbar *durch Wirksamwerden des Schwindens des Stromes als anodisch erregenden Öffnungsreizes*. Dafür spricht, daß diese neuen Zuckungen gegenüber den ersten eine viel längere Latenz haben, wie es für alle Öffnungserregungen charakteristisch ist, und daß diese Erscheinung leichter mit I.S., viel schwerer mit dem kürzeren I.Ö. erhalten wird. Wenn wir die „Lücke“ bei ↓ Stromrichtung, wo die Zuckungen bei starken Reizen einfach aufhören, nicht sehen, so liegt das an dem Scheitern jeder etwa von der muskelfernen Anode ausgehenden Erregung an der starken Depression der Kathode. Diese Erscheinungen wurden, früher in ähnlicher Weise schon von v. Bezold³⁾ beobachtet, später von verschiedenen Forschern⁴⁾ bestätigt. Schließlich weisen auch die Versuche mehrerer Autoren⁵⁾ mit gleichzeitiger Mehrfachreizung mit Induktionsströmen darauf hin, daß für diese die Gesetze der polaren Erregung gelten.

¹⁾ Mareš, Berichte d. k. böhm. Ges. d. Wiss. 1891.

²⁾ Fick, Gesammelte Schriften 3 und Würzburger Verh. N. F. II. 1871 und Inaug.-Diss. Bern 1883.

³⁾ v. Bezold, Unters. üb. d. elektr. Erreg. d. Muskeln u. Nerven, Leipzig 1861.
⁴⁾ Tigerstedt und Willhard, Mitteil. v. physiol. Labor. Stockholm 1884; Tiegel, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 13. 1876; Grützner, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 28, 174, 176. 1882.

⁵⁾ Grünhagen, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 34. 1884 u. 36. 1885; Werigo, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 36. 1885; Sewall, Journ. of Physiol. 3. 1880; Fuld, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 81. 1900; Gildemeister, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 124. 1908.

Damit scheint uns die Wirkung eines genügend starken Induktionsstromes, wie wir ihn am erstickten Nerven bei der herabgesetzten Erregbarkeit als Schwellenreiz verwenden müssen, der eines kurzen konstanten Stromstoßes zu entsprechen, was uns berechtigt, unsere Erfahrungen mit dem konstanten Strom am alterierten Nerven *auf die Induktionsreizerfolge sinngemäß anzuwenden*. Je tiefer der Nerv erstickt ist und je stärker daher die zur Schwellenzuckung nötigen Reizstromintensitäten sind, um so mehr nimmt mit der Erregbarkeitssteigerung an der *Anode* der *erregende Erfolg des Verschwindens des Induktionsstromes* zu, entsprechend der anodischen Öffnungserregung des konstanten Stromes, während andererseits der an der *Kathode* gesetzten Schließungserregung beim Entstehen des Induktionsstromes immer mehr die *Gefahr droht*, in ihrem Ablauf *von der zunehmenden depressiven Kathodenwirkung erreicht und geschwächt* zu werden. Machen wir uns die Verhältnisse an Hand des nebenstehenden *Schemas, Abb. 2*, klar, so kommen wir für die Wirksamkeit von Induktionsströmen am *erstickten* Nerven zu folgenden Forderungen, die sich mit den Versuchsergebnissen völlig decken.

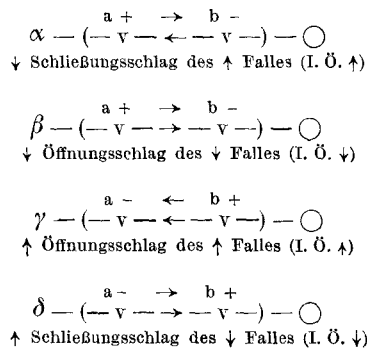


Abb. 2. *Induktionsstrom*. Oberer Pfeil = Richtung des angewandten Reizstromes, Schließungs- oder Öffnungsschlag, unterer Pfeil in der Nervenlinie = Richtung des betreffenden Falles der Protokolle, I. Ö. \uparrow oder I. Ö. \downarrow . Sonst Erklärung wie in Abb. 1.

Am *ungünstigsten bezüglich des Erregungserfolges liegen die* \downarrow *Reizstromrichtungen* α *und* β . Einmal ist hier der in tiefer Erstickung wirksamere Erregungsausgangspunkt, die Anode $a +$ beim Aufhören des Induktionsstromes, muskelfern und die zu durchlaufende Strecke lang, deren Dekrement durch die nachklingende depressive Kathodenwirkung bei $b -$ noch zur Blockade verstärkt wird. Zweitens erreicht auch die beim Entstehen des Induktionsstromes von $b -$ aufbrechende Erregung wegen der schnellen Ausbreitung der starken depressiven Kathodenwirkung das Kammerende nicht mehr. Es müssen daher von einem bestimmten Stadium an für beide \downarrow Reizstromfälle die zum Muskelerfolg benötigten Stromstärken sehr schnell zunehmen bis zu einer Höhe, bei der Strom-

schleifen aus der Kammer in die normale Strecke hinausdringen, am schnellsten noch für Fall α , weil wir es hier mit dem I. S. zu tun haben, dessen langsamerer Anstieg an sich eine geringere Wirksamkeit am Nerven entfaltet. *Viel günstiger* liegen dagegen die Dinge *in den* \uparrow *Reizmöglichkeiten* γ und δ . Zwar kommt hier die Kathode a — wegen langer Dekrementstrecke und überholender depressiver Kathodenwirkung für den Muskerfolg nicht in Frage. *Anders aber die Anode b* \uparrow . An ihr macht sich das Wirksam- und Überlegenwerden des Reizes des Schwindens der Induktionsströme auf der Basis der anodischen Erregbarkeitserhöhung geltend und die hier aufbrechende Öffnungserregung erfährt in der kurzen Strecke zum Kammerausgang nur geringes, einfaches Erstickungsdekrement, das durch die anodische Erregbarkeitserhöhung sogar zum Teil kompensiert ist.

Alle diese Forderungen werden durch sämtliche hergehörigen (etwa 60) Versuche aufs vollkommenste erfüllt. Vgl. die *Protokolle* 7, 9, 37b, 40; *auch* 65, 66 und 68. Wir erkennen aus ihnen, wie in einem bestimmten Stadium der Erstickung, meist bald nach dem Erfolgloswerden der zentralen äußeren Reizung L, in der Kammer, besonders für das muskelfern gelegene Elektrodenpaar, für den \downarrow I. S. des \uparrow Falles (α des Schemas) die benötigten Reizeinheiten schnell wachsen und ebenso, etwas weniger rasch, die für den \downarrow I. Ö. (β des Schemas). Sie wachsen schnell in die Tausende hinein und evtl. über die Leistungsfähigkeit des Induktors hinaus, während sich die Einheiten für den \uparrow I. Ö. und den \uparrow I. S. des \downarrow Falles (γ und δ) in den Hunderten halten und erst allmählich die Tausende erreichen, entsprechend der Zunahme des Erstickungsdekrementes des Nerven.

Aus dieser allmählichen Zunahme der zur Schwellenzuckung nötigen Reizeinheiten geht übrigens hervor, daß es sich bei den beobachteten Erscheinungen nicht um die Wirkung von Stromschleifen handeln kann. Denn bei solchen würde die einmal erreichte Schwelle konstant bleiben. Es sei dies besonders hervorgehoben, weil in Fällen allertiefster Erstickung, von der es keine Erholung mehr gibt, die Stromschleifengrenze unbemerkt überschritten werden kann.

In der *Erholung bei Luftzufuhr* gehen die für die Erstickung charakteristischen Erscheinungen der Induktionsreizung zurück, ebenso wie die des konstanten Stromes, aber viel schneller als diese, wie es ihrem verspäteten Auftreten während der Erstickung entspricht. (*Protokoll* 2, 7, 9, *auch* 37b, 40, 65 und 66.) Sie sind eben an ein etwas tieferes Stadium derselben gebunden, was in ihrer physikalischen Eigenart (kurze Dauer!) begründet liegt. War die Erstickung so tief, daß Schädigungen des Nerven entstanden sind, so bleiben bei geringer Erholung die besonderen Erregungsverhältnisse evtl. bestehen. (*Protokoll* 7.) Sonst stellt sich das normale Verhalten mit zunehmender Erholung schnell wieder her, und zwar *zuerst für den* \downarrow *Fall*, weil der I. Ö., dessen Entstehen wieder erfolgreich wird (Wegfall der Kathodendepression), die

stärkere kathodisch erregende Wirkung besitzt und seine Kathode muskelnähe liegt. Erst *später tritt die Rückkehr zur Norm auch für den \uparrow Fall* ein, weil die muskelferne Kathode des I. Ö. wegen der vorgelegten langen Dekrementstrecke noch nicht recht zur Geltung kommen kann und der I. S. an sich eine geringere Erregungswirkung hat. (*Protokoll 2 und 9.*)

Im bisherigen Verlauf der Untersuchung haben wir die *auffallende Umkehr der Reizwirkungen der Induktionsströme am erstickenden Nerven* und damit auch *das scheinbare Überwiegen des I. S. über den I. Ö.* erkannt als eine *Überlegenheit der Wirkung der \uparrow Reizströme* über die der \downarrow und zurückgeführt auf entsprechende Erscheinungen bei Reizung mit dem konstanten Strom. Als deren *Grundbedingungen* haben wir festgestellt die *gesteigerte depressive Kathodenwirkung*, die die kathodische Schließungserregung in ihrem Ablauf beeinträchtigt, und die *größere Wirksamkeit des Schwindens der Reizströme im Sinne einer anodischen Öffnungserregung durch anodische Erregbarkeitssteigerung*. Wir wollen in einem letzten Abschnitt sehen, wie sich diese Deutung bewährt, wenn wir verschiedene Versuchsbedingungen ändern.

e) *Abänderung verschiedener Versuchsbedingungen.*

Wenn *drei Elektroden* den Nerven berühren, und zwar wie in Versuch 32 (*vgl. Protokoll 32*) die mittlere b in der Mitte der erstickten Strecke, während die andern außerhalb der Kammer, a zentralwärts, c muskelnähe an normalem Nervengewebe liegen, so zeigt sich die besprochene Umkehr, d. h. das Überwiegen der \uparrow Reizinduktionsströme nur bei Reizung mit dem muskelfernen Elektrodenpaar a—b. Das ist auf Grund unserer Darlegungen verständlich und zu erwarten.

Für die Elektroden a—b liegen in diesem Falle die Dinge nicht viel anders als für die intracamerale Elektroden in den bisherigen Versuchen, nur daß bei a am normalen Nerven die Öffnungswirkung in anodisch erregendem Sinne gering bleibt, vielleicht erst am Kammerzugang Geltung gewinnt. Sie kann aber wegen des großen Dekrementes der langen Kammerstrecke ebensowenig zu einem Muskelerfolg führen wie die von a aufbrechende kathodische Schließungserregung, die zudem noch durch Ausbreitung des deprimierenden Katelektrotonus bis in die Kammer gehemmt wird. Pol b dagegen erhält am erstickten Nerven, während er als Kathode durch Addition von depressiver Kathodenwirkung und vorgelagertem Erstickungsdekrement erfolglos wird, als erregende Anode erhöhte Wirksamkeit, so daß nur noch die \uparrow Ströme Erfolg am Muskel zeigen, und zwar das Vergehen des \uparrow I. Ö. und des \uparrow I. S. (des \downarrow Falles für I. Ö. der Protokolle). Im Gegensatz hierzu behält bei Reizung mit den muskelnäheren Elektroden b—c natürlich der normale Nervenort c seine typische kathodisch erregende

Überlegenheit bei, so daß hier das Entstehen des ↓ Induktionsschlages, besonders des I. Ö., das wirksamste bleibt, während alle von b ausgehenden Erregungen, die kathodische wegen der Depressionswirkung eher als die anodische, in der Dekrementstrecke schließlich erlöschen

Protokoll 32. 22. 12. 1920.

Anordnung: $\begin{array}{c} L \\ \parallel \end{array} \begin{array}{c} a \\ -v \end{array} \begin{array}{c} b \\ (- - - v - - -) \end{array} \begin{array}{c} c \\ v \end{array} \bigcirc$. Erklärung wie in früheren Protokollen.
 Reizung mit I. Ö. und I. S. b in Kammermitte. a und c außerhalb. ↑ und ↓ für I. Ö. $\nearrow \nwarrow$ Richtung und Stärke des Demarkationsstroms.

Zeit	L=Leitfähigkeit Reizung zentral vor der Kammer		Reizung mit den Elektroden a und b		Demarkat.- strom a—b	Reizung mit den Elektroden b und c		Demarkat.- strom b—c	Schlie- ßung=S Öffnung =Ö	
	↓	↑	↓	↑		↓	↑			
10 ^h 30'	150	120	90	70		50	100		S	
	130	140	80	90	↓	100	50	↑	Ö	
10 ^h 40'	140	120	70	60		50	80		S	← Stickstoff
	130	130	75	85	↓	70	70	↑	Ö	
11 ^h	140	120	80	150		140	80		S	
	130	150	160	70	0	70	120	0	Ö	
11 ^h 15'	(+)	(+)	1500	4000	↑	1000	90	↓	S	L verschwin-
			5000	1400		80	900		Ö	det soeben
11 ^h 25'	—	—	6500	8500	↑	5000	90	↓	S	
	—	—	9500	5200	\nearrow	90	5000	\nwarrow	Ö	
11 ^h 35'	—	—	11000	—	\nearrow	5500	130	\nwarrow	S	
	—	—	—	10000	\nearrow	120	6000	\nwarrow	Ö	← Sauerstoff
12 ^h	130	120	70	90	\nwarrow	65	100	↑	S	
	100	150	90	80		90	60		Ö	
1 ^h 50'	120	110	100	70	\nwarrow	60	110	\nearrow	S	
	100	130	70	110	\nwarrow	100	55	\nearrow	Ö	
2 ^h 10'	120	110	102	100	\nwarrow	90	80	↑	S	← Stickstoff
	100	130	100	130	\nwarrow	80	80		Ö	
2 ^h 25'	—	—	5000	9000	↑	5000	90	\nwarrow	S	
	—	—	9500	5000		90	4000	\nwarrow	Ö	
2 ^h 35'	—	—	7500	10000	\nearrow	6000	130	\nwarrow	S	
	—	—	13000	7000	\nearrow	120	5500	\nwarrow	Ö	← Sauerstoff
2 ^h 45'	300	180	120	180	\nwarrow	180	120	0	S	
	180	300	220	140	\nwarrow	120	170		Ö	
3 ^h 05'	180	120	160	90	\nwarrow	100	95		S	
	100	200	90	180		90	110	0	Ö	

Aus diesen Versuchen (Protokoll 32, insgesamt 9, alle mit gleichem Ergebnis) geht ferner hervor, daß bei distaler Reizung mit b—c selbst bei stärkeren Strömen an dem normalen Nervenpunkte c das Schwinden des Induktionsstromes zunächst nicht wirkt, daß vielmehr die Erregung beim ↑ I. Ö. und ↑ I. S. (des ↓ Falles) noch von der intracamerale Elektrode b als Kathode ausgeht, sonst wäre das mit der Erstickung zunehmende Ansteigen der Reizschwelle für diese Fälle nicht zu verstehen. Erst bei einer Reizstärke von 3—5000 Einheiten scheint die Erregung auch von c als Anode erzeugt zu werden, wofür die geringe Änderung dieser Schwelle mit weiter vertiefter Erstickung sprechen würde. — Wenn wir überhaupt an der

außerhalb der Kammer liegenden Stelle c eine Abnahme der Erregbarkeit finden, wie sie auch in dem sicheren Falle des Erregungsausganges von c als Kathode deutlich ist, und ferner in anderen Untersuchungen¹⁾ neben einer wärmegelähmten Nervenstrecke beobachtet wurde, so weist das auf eine *Beeinflussung dieser Stelle von der alterierten Nervenstrecke* aus hin. — Daß in gleichen Stadien der Erstickung die Reizschwelle für die Kathode b bei distaler Reizung b—c bei erheblich geringeren Reizeinheiten liegt als für die Kathode resp. Anode b bei proximaler Reizung mit a—b, erklärt sich vielleicht dadurch, daß im ersten Falle eben nicht mehr b als Kathode, sondern c als Anode Ausgangspunkt der Erregung ist, würde also auch dafür sprechen, daß von einer gewissen Intensität an auch am normalen Nerven *das Schwinden der Induktionsströme anodisch erregend* wirkt, — wenn wir nicht eine Ausbreitung des erregenden Katelektrotonus aus der Kammer bis an die normale Strecke annehmen wollen, was vielleicht durch Latenzzeitenmessung zu entscheiden wäre.

In einer anderen Versuchsreihe sollte der Einfluß des Ortes der Reizung innerhalb der erstickten Strecke näher untersucht werden. Es wurde so verfahren, daß das Elektrodenpaar a—b während einer ersten Erstickung dem distalen (oder proximalen) Nervenabschnitt in der Kammer anlag, dann aber nach der Erholung so verschoben wurde, daß es während einer zweiten Erstickung den proximalen (oder distalen) Abschnitt berührte, und zwar so, daß eine Elektrode sich jeweils in der Mitte der Kammer, die andere nahe einer Austrittsöffnung befand. *Das Protokoll 37* (s. o. S. 166) gebe ein Beispiel. Es zeigte sich, daß regelmäßig *bei proximaler Lage* sehr bald *die bekannte Umkehr*, d. h. das Überwiegen der \uparrow Reizströme eintrat, während es *bei distaler Lage* meist *ausblieb* oder nur angedeutet war. Warum? Aus einem ähnlichen Grunde wie in den vorhergehenden Versuchen:

Bei distaler Reizung bleibt die Kathode des \downarrow Induktionsstromes stark erregend wirksam, weil sie so nahe dem Kammerausgang liegt, daß damit gerechnet werden kann, daß einmal durch Hereindiffundieren von Sauerstoff im Nerven die Erstickung hier geringer ist und andererseits durch Stromausbreitung der Erregungsausgangspunkt peripherwärts bis an die normale Strecke verlagert wird. Für den \uparrow Strom aber werden mehr Reizeinheiten erfordert entweder, wenn man die zentrale Elektrode als kathodischen Erregungsausgangspunkt annimmt, wegen Dekrement und depressiver Kathodenwirkung, oder, wenn schon an der peripheren Anode das Vergehen des I. Ö. erregend wirkt, weil diese Wirkung hier noch geringer ist als die kathodisch erregende des Entstehens des \downarrow I. Ö. Für das letzte spricht die geringe weitere Zunahme der Einheiten mit tieferer Erstickung und die große Differenz in der Zahl der Reizeinheiten für den \uparrow I. Ö. bei distaler und proximaler Reizung.

Außer an diese eingehend besprochenen Verhältnisse könnte man zur Aufklärung des gegensätzlichen Verhaltens der proximalen und distalen Reizung in diesen wie den vorhergehenden Versuchen auch an den Einfluß der Nerven-
eigen-

¹⁾ Thörner, Zeitschr. f. allgem. Physiol. 18, 247. 1918.

ströme denken, die, wie schon früher besprochen und aus dem *Protokoll 37 und 32* erkennbar, mit der Erstickung in zunehmender Stärke im distalen Abschnitt ↓, im proximalen ↑ verlaufen, also gerade im Sinne der besser wirksamen Reizströme. Daß ihnen jedoch keine wesentliche Bedeutung zukommen kann, ist früher S. 165 klargelegt und erhellt vor allem aus Versuchen, von denen *Protokoll 40*, S. 167 ein Beispiel gibt: Bei symmetrischer Anordnung der Elektroden in der Mitte der Kammer erfolgt prompte Umkehr zur besseren Wirkung der ↑ Reizströme, ohne daß die Demarkationsströme sich entsprechend ändern.

Wenn demnach die *Lage der peripheren Elektrode in der Kammer von wesentlichem Einfluß* ist und unsere Erklärung zutrifft, so müßte sich die Erscheinung der Umkehr stets und auch im distalen Nervenabschnitt zeigen, wenn nur der periphere Pol genügend weit von der Austrittsöffnung der Kammer entfernt liegt. Und das ist tatsächlich der Fall, wie weitere Versuche ergeben haben. Die *Protokolle 65, 66 und 68*, die der Platzersparnis wegen nur in ihren wesentlichen Teilen wiedergegeben sind, mögen dafür zeugen. Im *Versuch 68*, in welchem die periphere Elektrode c nur 0,3 cm vom muskelnahen, a 0,3 cm vom muskelfernen Ausgang entfernt und b in der Kammermitte liegt, tritt nur für die proximalen Elektroden a—b die Überlegenheit der ↑ Ströme (I. Ö.) ein, für Reizung mit b—c und auch a—c nicht. Im *Versuch 65* dagegen sind a und c mehr zur Mitte gerückt und etwa 0,7 cm von den Kammerausgängen entfernt, und sogleich beobachten wir ein starkes Übergewicht des ↑ I. Ö. über den ↓ in der Erstickung auch für die Reizung mit b—c und a—c. Noch deutlicher tritt das gleiche Verhalten im *Versuch 66* hervor. Hier ist während einer ersten Erstickung, bei der alle drei Elektroden mit 0,7 cm Zwischenraum zentralwärts verschoben sind, so daß c 1,2 cm vom distalen Kammerausgang entfernt liegt, die Umkehr überall stark ausgesprochen. Nach der Erholung wird dann mit peripherwärts verlagerten Elektroden, wobei c bis auf 0,4 cm an den distalen Ausgang heranrückt, eine zweite Erstickung vorgenommen, die naturgemäß rascher verläuft als die erste, aber dennoch für b—c und a—c zu einem weit geringeren Überwiegen der Wirkung des ↑ I. Ö. führt. Dieses tritt also um so schärfer in die Erscheinung, je entfernter die Elektroden und vor allem die periphere vom distalen Ende der alterierten Nervenstrecke liegen.

Zu erörtern bleibt, weshalb in diesen Versuchen für die Reizung mit den Elektroden a—c mehr Reizeinheiten benötigt werden als mit b—c. Am normalen Nerven ist der Unterschied gering und vielleicht auf den größeren Widerstand der längeren Nervenstrecke zurückzuführen. Mit der Erstickung wird die Differenz erheblich größer. Ob dafür ein Wachsen des elektrischen Leitungswiderstandes¹⁾ oder

¹⁾ Zunahme des elektr. Leitungswiderstandes des alterierten Nerven: *Rinnosuke Skoje*, *American Journ. of Physiol.* **47**, 512. 1919; *Broemser*, *Zeitschr. f. Biol.* **74**, 49. 1922.

noch andere Faktoren verantwortlich zu machen sind, konnte nicht entschieden werden. Dagegen scheint der Betrag, um den die Wirkung des \uparrow I. Ö. die des \downarrow in tiefer Erstickung überwiegt bei Reizung a—c nahezu der gleiche (vielleicht ein wenig größer) zu sein wie bei Reizung b—c (*Protokoll 65 und 66a*), woraus hervorginge, daß die *Länge der Nervenstrecke nur von geringem Einfluß* auf diese Erscheinung ist (oberhalb gewisser Grenzen natürlich, die eine genügende Ausbildung von Dekrement und depressiver Kathodenwirkung gestatten).

Protokoll 68. 6. II. 1921.

Anordnung: $\parallel \begin{array}{c} a \quad b \quad c \\ \text{---} (v \text{---} v \text{---} v) \text{---} \bigcirc \end{array}$; a—b und b—c je ca. 1,2 cm.
(—a und c—) je 0,3 cm. Reiz: *Induktionsöffnungsschlag*.

Zeit	L = Leitfähigkeit, Reiz zentral v. d. Kammer	Reizung in der Kammer, proximal Elektroden a u. b		Reizung in der Kammer, distal Elektroden b u. c		Reizung in der Kammer mit Elektroden a u. c		
		↓	↑	↓	↑	↓	↑	
9 ^h 55'	50	80	90	65	80	80	130	← Stickst.
10 ^h 06'	50	85	95	75	85	90	140	
10 ^h 16'	50	55	60	50	60	75	120	
10 ^h 45'	50	110	120	90	130	140	250	
11 ^h 09'	—	1800	900	160	800	230	1500	← Luft
11 ^h 27'	—	5500	3500	200	900	300	1700	
12 ^h	—	—	5000	650	1100	1200	1750	
12 ^h 30'	—	—	5500	1600	1500	2200	2000	

Protokoll 65. 2. II. 1921.

Anordnung: $\parallel \begin{array}{c} a \quad b \quad c \\ \text{---} (v \text{---} v \text{---} v) \text{---} \bigcirc \end{array}$; a—b und b—c ca. 0,8 cm. (—a und c—) 0,7 cm.

3 ^h 05'	40	45	30	42	52	50	45	← Stickst.
3 ^h 15'	70	60	40	40	52	55	48	
4 ^h 15'	—	5700	4000	600	450	600	600	
4 ^h 20'	—	—	4600	2500	2000	3800	3000	
5 ^h	—	—	6000	4800	3700	5500	4500	← Luft
5 ^h 20'	—	—	6800	6000	4300	7000	4700	
5 ^h 40'	—	15000	5500	1500	1500	2000	2300	
6 ^h	—	9000	3000	600	800	800	1200	

Aus den Zahlenwerten der letztgenannten *Protokolle 65 und 66* geht übrigens recht prägnant hervor, daß am erstickten Nerven (im Stadium der Umkehr) der Ausgangspunkt der Erregung nur der jeweils periphere Pol sein kann und daß dabei dessen Wirkung als Kathode bei Entstehung des I. Ö. um eine gewisse beträchtliche Zahl von Einheiten unterlegen ist gegenüber seiner Wirkung als erregender Anode beim Vergehen desselben. Den Ausgang der Erregung an der proximalen Elektrode zu suchen, hindert das sehr starke Dekrement, das in den hohen Einheitszahlen bei Reizung mit a—b, wo die Er-

wurde. Vgl. *beistehendes Protokoll 63*. Wir sehen, wie infolgedessen von der zentral außerhalb der Kammer gelegenen Reizstelle L nach einiger Zeit keine Erregungen mehr durch die gequetschte Strecke hindurchgehen; daß überhaupt noch eine Weile von L aus Erfolg am Muskel zu erzielen ist, wird erklärt durch Stromausbreitung bis zu einer noch erregungsleitenden Faser in dem alterierten Bereich, wobei die anodische Ausbreitung in charakteristischer Weise überwiegt. Mit fortschreitendem Absterben in der geschädigten Strecke schwindet dieser Reizerfolg bald völlig. Auch an den Elektroden in der Kammer,

Protokoll 63. 30. I. 1921.

Anordnung: $\cdot \mid \overset{a}{-} \overset{b}{-} \text{v} \text{x} \text{---} \text{x} \text{v} \text{---} \bigcirc$; a—b ca. 1,8 cm. Reiz: Induktionsöffnungsstrom. x—x Ligaturen, dazwischen gequetschter Nerv.

Zeit	L-Reizung zentral vor der Kammer		Reizung in der Kammer mit a—b		
	↓	↑	↓	↑	
10 ^h	2700	2500	80	400	Luft
10 ^h 10'	4000	2900	180	800	
10 ^h 30'	5000	3500	280	1200	
10 ^h 45'	—	4800	300	1300	Stickstoff
11 ^h	—	—	440	1700	
11 ^h 15'	—	—	500	2000	
11 ^h 35'	—	—	600	2200	
11 ^h 50'	—	—	1700	2300	
12 ^h	—	—	2800	2350	Luft
12 ^h 10'	—	—	3250	2500	
12 ^h 20'	—	—	3800	2600	
2 ^h	—	—	480	2300	

a und b, macht sich eine Abnahme der Reizwirkung des I. Ö. infolge der zwischen ihnen angelegten Quetschung bemerkbar. Für den ↓ Strom ist sie gering und vielleicht erklärbar durch Zunahme des elektrischen Leitwiderstandes und Annahme eines schädigenden Einflusses, den die absterbenden Teile auf die nahe Nervenstelle b ausüben; sie wird aber sehr viel größer, sobald durch tiefere Erstickung (12⁵⁰) die Stelle b an Erregbarkeit verliert. Und für den ↑ Strom ist es umgekehrt. Hier sind von vornherein sehr viel mehr Einheiten zum Muskelerfolg nötig und diese wachsen nach Maßgabe des Dekrementes in der absterbenden Strecke weiter an. Dann aber, mit dem Eintritt tieferer Erstickung (etwa 12⁵⁰), steigen sie nicht mehr oder nur wenig an, da mit zunehmender Erstickungstiefe und Stromstärke der kathodische Bereich bei a immer weniger zum Muskelerfolge führt, während das Vergehen des Reizstromes in b als Anode immer stärker erregend wirksam wird. So erkennen wir auch in diesen Versuchen in der Erstickung das Über-

wiegen der Wirkung des \uparrow I. Ö., ja wir gewinnen sogar in einem Stadium, wo als Erregungsausgangspunkt nur der Bereich des peripheren Poles b in Frage kommt, einen gewissen *zahlenmäßigen Einblick* in die an dieser Stelle herrschende *Überlegenheit der anodisch erregenden Öffnungswirkung* über die kathodisch erregende des Entstehens des Reizinduktionsstromes.

In ganz ähnlicher Weise, wie in einer durch Sauerstoffmangel erstickenden Nervenstrecke, scheinen sich die beschriebenen Erscheinungen auch in *anderweitig alterierten* Nerven zu entwickeln. Wenigstens haben uns orientierende Versuche gezeigt, daß es auch an Nerven, die mit Äther *narkotisiert* sind, und an solchen, die mit einer *schwachen Carbollösung bepinselt* wurden, zu einer überlegenen Wirksamkeit der \uparrow Induktionsströme kommen kann. Es scheint ein Prinzip allgemeinerer Geltung zugrunde zu liegen, worauf schon oben, S. 173, hingedeutet wurde und in der folgenden Abhandlung näher eingegangen werden soll.

f) Zusammenfassung.

Bei Reizung des *erstickten Nerven* eines Nervmuskelpreparates mit *Induktionsströmen* kann der Induktionsschließungsschlag (I. S.) u. U. stärker, d. h. bei einem größeren Rollenabstand wirksam sein als der zugehörige Induktionsöffnungsschlag (I. Ö.). Dies Übergewicht ist um so größer, je näher der I. S. in seinem Charakter dem I. Ö. steht (Bau des Induktoriums) und je stärker die *Erstickung* (in gewissen Grenzen) und damit die anzuwendende Reizintensität ist.

Die *Überlegenheit des I. S. tritt aber nur dann auf, wenn er im Nerven \uparrow und der zugehörige I. Ö. \downarrow Richtung hat*. Im anderen Falle ist der \uparrow I. Ö. viel wirksamer als der zugehörige \downarrow I. S. Es ist demnach die Richtung, der ausschlaggebende Faktor und stets der \uparrow Reizstrom von überlegener Wirksamkeit, also der Fall, in welchem die *Anode den muskelnahen Pol bildet*.

Dasselbe trifft für Reizung mit dem konstanten Strome zu, bei dem mit zunehmender Erstickung zuerst die Schließung des \uparrow und Öffnung des \downarrow , später auch die Schließung des \downarrow Stromes versagen, während die *Öffnung des \uparrow noch längere Zeit allein wirksam bleibt*.

Dieser Befund wird erklärbar durch die *Veränderung des elektrotonischen Verhaltens in der Erstickung*, in welcher die *depressive Kathodenwirkung mächtig zunimmt* und andererseits *an der Anode eine Erregbarkeitserhöhung* nach Stromschluß sich einstellt, die beide die *Stromöffnung kurz überdauern*. Dadurch erhält am muskelnahen Pol — der muskelferne ist wegen des Erstickungsdekrementes weniger wirksam — die *Anode für die Öffnungserregung das Übergewicht über die Kathode für die Schließungserregung*.

Damit ist die *Überlegenheit der Öffnung des \uparrow konstanten Stromes* und zugleich auch die der *\uparrow Induktionsströme*, die wir *als kurze konstante Stromstöße* auffassen dürfen, verständlich gemacht. Die am normalen Nerven nur bei sehr starken Induktionsströmen mögliche *anodisch erregende Wirkung ihres Verschwindens* (Öffnungserregung) erfolgt *am erstickten schon bei viel geringerer Intensität* und die von der *Anode ausgehende Erregung* erfährt nur *mäßiges, teilweise kompensiertes Erstickungsdekrement*, beides infolge der anodischen Erregbarkeitssteigerung, während die von der *Kathode aufbrechende Schließungserregung* in ihrem verlangsamten Ablauf über die Dekrementstrecke von der depressiven Kathodenwirkung *eingeholt und abgeschwächt oder gar ausgelöscht wird*.

So erklärt sich die Überlegenheit der \uparrow Induktionsströme über die \downarrow und u. U. auch die des I. S. über den zugehörigen I. Ö.; eine gewisse unterstützende Bedeutung mag dabei der Richtung und Stärke von *Demarkationsströmen* zukommen.

Die vorliegende Untersuchung bildet eine *Stütze für die Annahme einer doppelten Reizwirkung der Induktionsströme*, für die ein eindeutiger Beweis immer noch aussteht. Ihre Ergebnisse, auch an *narkotisierten* und *carbolgeschädigten* Nerven bestätigt, stellen eine *Verallgemeinerung auf andere Arten der Nervenalteration*, vielleicht auch auf die Degeneration in Aussicht.
